

УДК 577.3:574.583

# ЧЕТЫРЕХКОМПОНЕНТНАЯ (N–P–Z–D) ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПЛАНКТОННОЙ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ

К. А. Подгорный

ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия kap@ibiw.yaroslavl.ru

## A FOUR-COMPONENT (NUTRIENT–PHYTOPLANKTON–ZOOPLANKTON–DETRITUS) DYNAMIC MODEL OF PLANKTON FOOD CHAIN

К. А. Podgornyj

I. D. Papanin Institute for the Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences,  
Borok, Russia, kap@ibiw.yaroslavl.ru

Рассматривается пространственно однородная модель планктонной пищевой цепи, описывающая временную динамику концентраций биогенных элементов (N), фитопланктона (P), зоопланктона (Z) и планктонного детрита (D). Модель представляет собой систему четырех обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -\frac{N}{e+N} \frac{aP}{b+cP} + \beta \lambda \frac{P}{\mu+P} Z + \gamma q Z + \varphi D^\delta + k(N_0 - N), \\ \frac{dP}{dt} = \frac{N}{e+N} \frac{aP}{b+cP} - rP - \lambda \frac{P}{\mu+P} Z - \alpha + kP, \\ \frac{dZ}{dt} = \alpha \lambda \frac{P}{\mu+P} Z - qZ - \theta PZ, \\ \frac{dD}{dt} = rP + \alpha - \beta \lambda \frac{P}{\mu+P} Z - \varphi D^\delta - \psi + kD, \end{cases} \quad (1)$$

где  $a/b$  – максимальная скорость роста фитопланктона;  $b$  – коэффициент поглощения света водой;  $c$  – коэффициент самозатенения фитопланктона;  $e, \mu$  – константы полунасыщения;  $r$  – скорость дыхания фитопланктона;  $\lambda$  – максимальная скорость роста зоопланктона;  $q$  – коэффициент выедания зоопланктона организмами высших трофических уровней;  $k$  – скорость поступления биогенных элементов;  $N_0$  – концентрация биогенных элементов, поступающих в систему (если рассматривается верхний квазиоднородный слой океана, то  $N_0$  – это концентрация биогенов ниже слоя перемешивания);  $s, \psi$  – скорости оседания фитопланктона и детрита соответственно;  $\varphi$  – скорость минерализации детрита;  $\delta$  – порядок ферментативной реакции  $\delta > 0$ ;  $\alpha$  – коэффициент эффективности потребления фитопланктона зоопланктоном;  $\beta$  – коэффициент экскреции пищи зоопланктоном;  $\gamma$  – коэффициент регенерации пищи, не усвоенной организмами высших трофических уровней;  $\theta$  – скорость выделения метаболитов (токсических компонентов) клетками фитопланктона. Все переменные модели неотрицательны и выражены в граммах углерода на  $m^3$ . Параметры модели неотрицательны, причем  $\alpha + \beta \leq 1$ ,  $\gamma \leq 1$  и  $r + s + k < a/b$ . Последнее условие означает, что фитопланктон не вымирает полностью при очень низкой концентрации биогенных элементов.

В отличие от модели (Edwards, 2001) в данной модели убыль зоопланктона описывается не квадратичной, а более простой линейной зависимостью вида  $qZ$ . Для описания выедания фитопланктона зоопланктоном используется функция Холлинга II типа  $\lambda P / (\mu + P)$  вместо функции Холлинга III-го типа  $\lambda P^2 / (\mu^2 + P^2)$ . Важным отличием данной модели является использование нелинейной зависимости  $\varphi D^\delta$  при описании процесса минерализации детрита. Детрит представляет собой не индивидуальное соединение, а смесь различных по своей природе групп веществ, которые имеют разную реакционную способность по отношению к распаду. Поэтому суммарная скорость процесса, описывающая распад всех компонентов, зависит от их соотношения в смеси, а порядок ферментативной реакции может изменяться в достаточно широких пределах (Долгоносков, Губернаторова, 2005). Еще одной отличительной особенностью данной модели является включение в нее слагаемого  $-\theta PZ$ , которое позволяет учитывать отрицательное влияние метаболитов фитопланктона на развитие зоопланктона.

Цель работы состояла в аналитическом и предварительном численном исследовании динамического поведения модели в зависимости от изменения порядка ферментативной реакции, описывающей разложение детрита, а также скорости выделения метаболитов клетками фитопланктона.

Для системы уравнений (1) возможны следующие стационарные состояния:  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$ ,  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ ,  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$ . Если  $aN_0 < \lambda b(\alpha + N_0)$ , где  $\chi = r + s + k$ , то стационарное состояние  $E_0 = (N_0, 0, 0, 0)$  – устойчивый узел, в противном случае – неустойчивая особая точка типа седло. Для обеспечения устойчивости состояния  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$  необходимо одновременное выполнение двух неравенств:

$\frac{abN_1}{\epsilon + N_1 + cP_1} < \chi$  и  $\alpha\lambda \frac{P_1}{\mu + P_1} < q + \theta P_1$ . Устойчивость особой точки  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$  определяется следующими условиями:  $J_{12} < 0, J_{22} < 0, J_{32} > 0, a_3(\epsilon_1 a_2 - a_3) - a_4 a_1^2 > 0$ , где

$$\begin{cases} a_1 = -(\epsilon_{11} + J_{22} + J_{44}), \\ a_2 = J_{11}(\epsilon_{22} + J_{44}) - J_{12}J_{21} + J_{22}J_{44} - J_{23}J_{32}, \\ a_3 = J_{32}(\epsilon_{11}J_{23} + J_{23}J_{44} - J_{13}J_{21}) - J_{11}J_{22}J_{44} + J_{21}(\epsilon_{12}J_{44} - J_{14}J_{42}), \\ a_4 = J_{32}(\epsilon_{13}J_{21}J_{44} - J_{11}J_{23}J_{44} - J_{14}J_{21}J_{43}). \end{cases}$$

а  $J_{ij}$  – элементы матрицы Якоби для системы (1).

Численные эксперименты с моделью (1) проводились методом Рунге-Кутты-4 при следующих значениях параметров:  $\epsilon = 0,03 \text{ гC/м}^3$ ;  $a = 0,2 \text{ (м сут)}^{-1}$ ;  $b = 0,2 \text{ м}^{-1}$ ;  $c = 0,4 \text{ м}^2/\text{гC}$ ;  $r = 0,15 \text{ сут}^{-1}$ ;  $\beta = 0,33$ ;  $\lambda = 0,6 \text{ сут}^{-1}$ ;  $\mu = 0,035 \text{ гC/м}^3$ ;  $\gamma = 0,5$ ;  $q = 0,1 \text{ сут}^{-1}$ ;  $k = 0,05 \text{ сут}^{-1}$ ;  $N_0 = 0,6 \text{ гC/м}^3$ ;  $s = 0,04 \text{ сут}^{-1}$ ;  $\alpha = 0,25$ ;  $\theta = [0; 0,15] \text{ м}^3/(\text{гC сут})$ ;  $\varphi = 0,1 \text{ сут}^{-1}$ ;  $\delta = [0; 2,0]$ ;  $\psi = 0,08 \text{ сут}^{-1}$ . Ниже для примера приведены результаты четырех вариантов вычислений.

Вариант 1.  $\delta = 0,5$ .  $\theta > 0,128$  – узел;  $\theta \in [0,122; 0,128]$  – устойчивый фокус;  $\theta \in [0,1143; 0,122]$  – предельный цикл;  $\theta \in [0,1128; 0,1143]$  – бифуркация удвоения периода, появление двухобходного предельного цикла;  $\theta \in [0,1126; 0,1128]$  – серия бифуркаций удвоения периода;  $\theta \in [0,11185; 0,1126]$  – хаотические колебания;  $\theta \in [0,082; 0,11185]$  – возврат к периодическому режиму, но с более сложной, чем прежде, структурой колебаний.

При этом возрастают как амплитуда, так и период колебаний;  $\theta \in [0; 0,082]$  – предельный цикл.

Вариант 2.  $\delta = 0,8$ .  $\theta > 0,095$  – узел;  $\theta \in [0,081; 0,095]$  – устойчивый фокус;  $\theta \in [0,063; 0,081]$  – предельный цикл;  $\theta \in [0,0589; 0,063]$  – бифуркация удвоения периода, появление двухобходного предельного цикла;  $\theta \in [0,0578; 0,0589]$  – серия бифуркаций удвоения периода;  $\theta \in [0,042; 0,0578]$  – хаотические колебания;  $\theta \in [0; 0,042]$  – возврат к периодическому режиму, но с более сложной структурой колебаний, возрастанием амплитуды и периода.

Вариант 3.  $\delta = 1,0$ .  $\theta > 0,075$  – узел;  $\theta \in [0,0486; 0,075]$  – устойчивый фокус;  $\theta \in [0,021; 0,0486]$  – предельный цикл;  $\theta \in [0,016; 0,021]$  – бифуркация удвоения периода, появление двухобходного предельного цикла;  $\theta \in [0,0145; 0,016]$  – серия бифуркаций удвоения периода;  $\theta \in [0; 0,0145]$  – хаотические колебания.

Вариант 4.  $\delta = 1,2$ .  $\theta > 0,05$  – узел;  $\theta \in [0,0185; 0,05]$  – устойчивый фокус;  $\theta \in [0; 0,0185]$  – предельный цикл.

Во всех четырех вариантах при значениях  $\theta \geq 0,145$  происходит вымирание зоопланктона и переход системы из состояния  $E_2 = (N_2, P_2, Z_2, D_2)$  в  $E_1 = (N_1, P_1, 0, D_1)$ .

Таким образом, видно, что при возрастании порядка ферментативной реакции, описывающей разложение детрита в планктонной системе, происходит увеличение характерного времени распада детрита и уменьшение возможных типов динамического поведения системы. В этом смысле можно говорить о том, что детрит представляет собой важнейший стабилизирующий элемент экосистемы. Влияние метаболических выделений фитопланктона на зоопланктон также представляет собой важный элемент регулирования поведения планктонной системы. За счет этого влияния возможно ослабление пресса зоопланктона на фитопланктон, перераспределение потока вещества в системе и направление его по цепочке  $N \rightarrow P \rightarrow D \rightarrow N$ . В результате чего фитопланктон получает определенные преимущества для своего развития. Это влияние особенно велико при уменьшении порядка ферментативной реакции  $\delta$ .

Рассмотренная в данной работе модель не учитывает того, что зоопланктон на самом деле может питаться не только фитопланктоном, но и детритом. При этом у зоопланктона существуют определенные пищевые предпочтения в питании, которые могут изменяться с течением времени в зависимости от тех или иных условий. Рассмотрение этого круга вопросов является предметом дальнейших исследований.